Der Einfluß von Testosteron auf die Regulation der Körpertemperatur und des Energiestoffwechsels bei der Wachtel (Coturnix coturnix japonica)

Dissertation
zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften
der Fakultät für Biologie
der Eberhard-Karls-Universität Tübingen

vorgelegt von
Ingrid Feuerbacher
aus Albershausen

1981

REFO-DRUCK HANS VOGLER TÜBINGEN

Der Einfluß von Testosteron auf die Regulation der Körpertemperatur und des Energiestoffwechsels bei der Wachtel (Coturnix coturnix japonica)

Dissertation
zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften
der Fakultät für Biologie
der Eberhard-Karls-Universität Tübingen

vorgelegt von
Ingrid Feuerbacher
aus Albershausen

1981

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Tag der mündlichen Prüfung: 9. 4. 1981

Dekan:	Professor Dr. A. Hager
1. Berichterstatter:	Professor Dr. F.-P. Möhres
2. Berichterstatter:	Professor Dr. E. Kulzer

Inhaltsverzeichnis

1.	Einleitung und Fragestellung	1
2.	Material und Methode	3
2.1.	Versuchstiere und Haltung	3
2.2.	Messung der Körpertemperatur	3
2.3.	Testosteronsubstitution	5
2.4.	Bestimmung des Energiestoffwechsels	5
2.5.	Fettanalyse	7
2.6.	Statistische Untersuchungen	7
3.	Ergebnisse	8
3.1.	Tagesperiodik der Körpertemperatur	8
3.1.1.	Kontinuierliche telemetrische Körpertemperaturregistrierung	8
3.1.2.	Kontinuierliche Körpertemperaturmessung mittels NTC-Widerständen	12
3.1.3.	Die Körpertemperatur von Kastraten nach Testosteronsubstitution	14
3.2.	Jahresperiodik der Körpertemperatur	17
3.3.	Tagesperiodik des Energiestoffwechsels	20
3.3.1.	Messungen an Einzeltieren	20
3.3.2.	Messungen an Tiergruppen	21
3.4.	Energiestoffwechselmessungen bei verschiedenen Umgebungstemperaturen	24
3.4.1.	Wärmeisolation	26
3.5.	Einfluß des Testosteronspiegels auf Depot- und Organfette	27
3.6.	Beobachtungen zum Einfluß des Testosteronspiegels auf das Verhalten und die Gefiederfärbung	29
4.	Diskussion	31
5.	Zusammenfassung	44
6.	Literaturverzeichnis	45

Liste der verwendeten Abkürzungen

M : intakte Männchen
K : Kastraten
UT : Umgebungstemperatur
LD : Licht-Dunkel-Wechsel
KT : Körpertemperatur
S : Schwingungsbreite
ESW: Energiestoffwechsel
KG : Körpergewicht
FS : Fettsäuren
RQ : Respiratorischer Quotient
UHF: Unterhautfettgewebe
BHF: Bauchhöhlenfettgewebe
BM : Brustmuskel
L : Leber

1. Einleitung und Fragestellung

An der Regulation des Stoffwechsels und der Körpertemperatur homoiothermer Organismen sind eine Vielzahl von äußeren und inneren Faktoren mit jeweils unterschiedlicher Ausprägung beteiligt.

Wie zahlreiche Untersuchungen - u.a. an Vögeln - gezeigt haben, spielen innerhalb der exogenen Faktoren vor allem die Dauer und Intensität der Photoperioden und die Umgebungstemperatur eine große Rolle. Als entscheidende endogene Faktoren kommen die jeweilige Entwicklungsstufe, das Alter, Körperzusammensetzung und -gewicht, das Aktivitätsniveau und andere tages- und/oder jahresperiodisch wechselnde Bereitschaftszustände in Frage. Besondere Bedeutung haben dabei die mit der Fortpflanzungsperiode einhergehenden hormonellen Veränderungen.

Während bei den Vögeln die äußeren, gut sichtbaren androgenen Wirkungen (z.B. Kammwachstum, Schnabelverfärbung, Auslösung des Balzverhaltens etc.) sowie die stoffwechselphysiologischen Effekte der männlichen Sexualhormone auf biochemischer Ebene gut untersucht sind (proteinanabole Wirkung, Vermehrung des Hämoglobingehalts und der Erythrocytenzahl etc.; NIRMALAN und GEORGE, 1972; TAUSK, 1973), gibt es nur sehr wenige Hinweise darauf, ob und inwieweit Androgene auch den Energiestoffwechsel und die Temperaturregulation beeinflussen. Bekannt ist lediglich, daß bei Vögeln ein geschlechtsspezifischer Unterschied in der Körpertemperatur besteht (SIMPSON und GALBRAITH, 1905; GILBREATH und RU-CHIUNG KO, 1970), sowie daß eine Stoffwechselreduktion bei Kastraten auftritt (RAUTENBERG, 1953).

Ziel meiner Arbeit war eine eingehende Analyse des Einflusses des männlichen Sexualhormons "Testosteron" auf den Energiestoffwechsel und die Temperaturregulation männlicher

Vögel. Dabei sollte auch geklärt werden, welche Mechanismen (physiologische Parameter wie z.B. Wärmedurchgangszahl, Veränderungen in der Depotfettablagerung etc.) dabei eine Rolle spielen.

2. Material und Methode

2.1. Versuchstiere und Haltung

Als Versuchstiere dienten Japanwachteln (Coturnix coturnix japonica), die im Alter von 6 Wochen von der landwirtschaftlichen Versuchsanstalt in Eningen übernommen wurden. Eine Gruppe von Tieren befand sich während der gesamten Versuchszeit in einem Klimaraum bei einer konstanten Umgebungstemperatur (UT) von 20 °C unter Langtagbedingungen (LD 14:10). Nach Erreichen der sexuellen Reife im Alter von ca. 10 Wochen wurden 20 Männchen (M) die beiden Gonaden nacheinander im wöchentlichen Abstand durch Laparotomie exstirpiert. Die Kastraten (K) befanden sich weiterhin im gleichen Klimaraum zusammen mit weiteren sexuell aktiven männlichen und weiblichen Vögeln. Eine weitere Gruppe intakter Männchen und Weibchen wurde unter natürlichen Beleuchtungsverhältnissen bei einer konstanten UT von 20 °C gehalten. Alle Tiere erhielten täglich Wachtelfutter (Fa. Joko, Bossum), Salat und frisches Wasser ad. lib.

2.2. Messung der Körpertemperatur

Kontinuierliche Registrierung der Körpertemperatur

Mit Hilfe eines Subminiatursenders konnte die KT kontinuierlich gemessen werden (Modell X, Fa. Minimitter, Indianapolis); Eichung des Senders vor Versuchsbeginn und nach Versuchsende; Meßgenauigkeit ± 0,2 °C; Empfang und Registrierung: Transistorradio, Biotachometer (Fa. Narco Biosystems, Inc., Houston, Texas); Punktdrucker Multiscript 3S (Fa. Metrawatt GmbH). Der in Paraplast eingebettete Sender wurde den Tieren unter Narkose (Ketanest 0,1 mg/100 g Körpergewicht) intraperitoneal eingepflanzt. Versuchsdauer je nach Tier 3-15 Tage nach 6-8 tägiger postoperativer Eingewöhnungszeit.

Die Versuchstiere waren während der Messungen in einem nach außen optisch und akustisch isolierten Raum untergebracht. Gefüttert wurde täglich zu verschiedenen Zeiten während der Lichtphase. Bei 3 M und 4 K wurde auf diese Art die KT bestimmt.

Eine zweite Methode kontinuierlicher KT-Bestimmung erfolgte mit NTC-Widerständen (ca. 1 KΩ), die in kleine Glaskugeln (Ø ca. 1 mm) eingeschmolzen waren und über dünne, lange, flexible Ableitkabel mit dem Meßgerät verbunden waren. Fühler und Punktdrucker: Fa. Testoterm, Viernheim; Meßtiefe rectal: 3-3,5 cm, Meßgenauigkeit: ± 0,2 °C. Bei 3 M und 5 K wurde jeweils 1-3 Tage lang die Temperatur auf diese Weise registriert.

Punktuelle Messung der Körpertemperatur

Die punktuelle Messung der KT erfolgte rectal mit Hilfe eines Digitalthermometers (Fa. Testoterm, Lenzkirch), Meßtiefe: 3-3,5 cm, Meßgenauigkeit: ± 0,2 °C. Diese Messungen wurden an 4 einjährigen, unter Naturtagbedingungen gehaltenen Männchen durchgeführt. Vor Versuchsbeginn wurden sie von den übrigen Artgenossen getrennt (visueller und akustischer Kontakt war möglich). Nach jeder Messung wurden die Tiere gewogen und ca. 15 min zu einem Weibchen gesetzt, um die Balzaktivität zu beobachten. Parallel dazu wurde das Auftreten des für die sexuell aktiven M charakteristischen kloakalen Schaumes registriert (SACHS, 1969). Da gegen Jahresende eine Veränderung der Versuchsbedingungen durch Störlicht auftrat, wurden die Versuche im November vorzeitig beendet.

2.3. Testosteron-Substitution

Während der telemetrischen KT-Messungen wurden 2 K verschiedene Testosteronpräparate i.m. injiziert: Kastrat Nr. 3 (K 3) nach 10-tägiger Registrierung in 2-tägigem Abstand je 5 mg "Testoviron" (ºTestosteronpropionat) in 0,5 ml Öl. Kastrat Nr. 4 (K 4) nach 13-tägiger Registrierung 12,5 mg "Testoviron Depot" (ºTestosteronenanthat) in 0,5 ml Öl, 11 Tage später nochmals dieselbe Menge (beide Präparate Fa. Schering AG, Berlin). Gesamtversuchsdauer nach der Hormoninjektion bei K 3: 6 Tage, bei K 4: 23 Tage. Testoviron zeichnet sich durch eine schnelle, aber kurzfristige Wirkung aus, Testoviron Depot durch eine langsamer einsetzende, aber länger anhaltende Wirkung.

2.4. Bestimmung des Energiestoffwechsels

Die ESW-Messungen wurden mit Hilfe einer 6-kanaligen Gasanalysatoranlage (Fa. Hartmann & Braun) durchgeführt (thermomagnetischer O_2-Analysator Magnos 2T, IR-Gasanalysator URAS 2T zur CO_2-Bestimmung). Die Tiergefäße (Plexiglasküvetten) befanden sich während der Versuche in einem Wärmeschrank (Fa. Ehret, UT auf ± 0,2 ^{o}C einstellbar).

Circadiane Rhythmik

Einzeltiere: Je 4 M bzw. 4 K wurden e i n z e l n in Plexiglasküvetten (20 cm Ø · 20 cm) bei einem Luftdurchsatz von 50 l/h gemessen. Die Küvetten enthielten Futter- und Trinkgefäße. Es wurde täglich zu verschiedenen Zeiten während der Lichtphase gefüttert, jeden zweiten Tag die Küvette gesäubert und das Gewicht der Tiere kontrolliert. Durchschnittsgewichte: M 152 g, K 134 g; Meßdauer: M 7 Tage, K 11 Tage.

Versuchsgruppe: Von je 4 M bzw. 4 K wurde g e m e i n s a m in einer großen Plexiglasküvette (53 · 34 · 22 cm) bei einem konstanten Luftdurchsatz von 100 l/h der ESW bestimmt. Die Küvette enthielt ein Trink- und Futtergefäß. Es wurde täglich zu verschiedenen Zeiten während der Lichtphase gefüttert, die Küvette gesäubert und die Tiere gewogen. Durchschnittsgewichte: M 128 g, K 132 g; Meßdauer: M 14 Tage, K 7 Tage.

Ruhestoffwechsel bei verschiedenen Umgebungstemperaturen

Bei UT von 0 °C bis +38 °C wurde der Ruhestoffwechsel von 28 M und 20 K einzeln in einer Plexiglasküvette (20 cm Ø · 20 cm) bei einem Luftdurchsatz von 50 l/h bestimmt.

Ruhestoffwechsel eines Tieres: Mittelwerte aller Meßdaten zwischen 20^{00} und 6^{00} Uhr bei der jeweiligen UT nach 2-3 stündiger Eingewöhnung der Tiere an die jeweiligen Versuchsbedingungen. Die Messungen wurden bei völliger Dunkelheit durchgeführt.
Bei UT bis 34 °C wurden je Temperaturschritt 4 bis 9 Tiere (je nach Verfügbarkeit) gemessen. Bei höheren UT wurde die Anzahl der Versuchstiere auf 3 reduziert, da hier die Gefahr der Hyperthermie relativ groß war.

Die Wärmedurchgangszahl (I) wurde nach folgender Gleichung berechnet: $I = M\,(KT-UT)^{-1}$, wobei M: Ruhestoffwechsel in $J \cdot g^{-1} \cdot h^{-1}$; KT: Mittlere KT während der Dunkelphase. Für UT von 0-20 °C besteht zwischen der UT und dem Stoffwechsel annähernd eine lineare Beziehung, für die eine Regressionsgerade errechnet wurde. Nur in diesem Temperaturbereich dominiert die physikalische Regulation.

2.5. Fettanalyse

Die Versuchstiere (je 7 M und 7 K) wurden am gleichen Tag zum gleichen Zeitpunkt (13^{00} Uhr) durch Dekapitierung getötet und bis zur weiteren Behandlung tiefgefroren. Durchschnittliches Lebendgewicht: M 130 g, K 141 g. Bei der nachfolgenden Fettanalyse wurden Unterhautfettgewebe (UHF), Bauchhöhlenfettgewebe (BHF), Brustmuskel (BM) und Leber (L) gesondert, die jeweiligen Gewebestücke der 7 Versuchstiere zusammen in einer Soxhlet-Apparatur extrahiert und gaschromatisch analysiert. Die angegebenen, relativen Fettmengen beziehen sich auf die reine Fettsubstanz nach der Extraktion.

2.6. Statistische Untersuchungen

Die Ergebnisse der KT- und ESW-Untersuchungen wurden statistisch mit Hilfe des t-Testes überprüft. Im folgenden gelten für die Angaben "signifikant", "hoch signifikant" und "höchst signifikant" die Grenzen: $p<0,05$, $p<0,01$, $p<0,001$. Im weiteren Text werden die Werte für p nicht mehr gesondert aufgeführt.

3. Ergebnisse

3.1. Tagesperiodik der Körpertemperatur

3.1.1. Kontinuierliche, telemetrische Körpertemperaturregistrierung

Sowohl M als auch K zeigen einen deutlichen circadianen KT-Rhythmus, der bei beiden Versuchsgruppen synchron zum LD-Wechsel verläuft (vgl. Abb. 1 bis 5 und 8 bis 9 unter 3.1.3.). Vergleicht man die Lage der durchschnittlichen Temperaturminima und -maxima, so wird deutlich, daß die M ihre tiefste Nachttemperatur etwa 2-3 Stunden, die K 1-2 Stunden vor Lichtbeginn erreichen. Entsprechend der Lage der Temperaturminima ist bei den K der KT-Anstieg vor Beginn der Lichtphase relativ abrupt, während er bei den M allmählich eintritt. Die KT-Maxima liegen bei beiden Versuchsgruppen kurz nach Beginn und kurz vor Beendigung der Lichtphase. Bei den K konnte häufig ein "Licht aus"-Effekt beobachtet werden: Nach Abschalten der Beleuchtung steigt die KT für ca. 15 min um rund 0,5 ^{o}C an, und fällt danach auf das nächtliche Niveau ab.

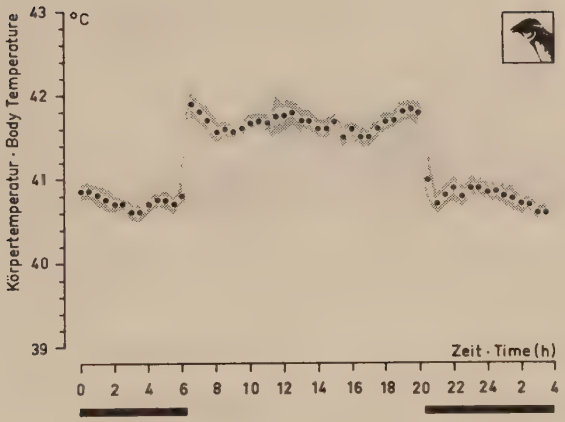


Abb. 1: Tagesgang der telemetrisch ermittelten, intraperitonealen Körpertemperatur (Ordinate) des intakten Männchens M 1. Umgebungstemperatur 20 °C, LD 14:10, Versuchsdauer 8 Tage. Jeder Punkt (o) stellt den durchschnittlichen, über jeweils 30 min gemittelten Wert dar. Die graue Schraffur markiert die Standardabweichung, die Abszisse die Tageszeit in Stunden, der schwarze Balken die tägliche Dunkelphase.

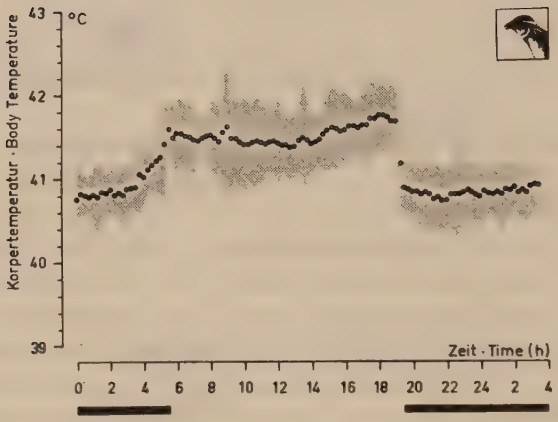


Abb. 2

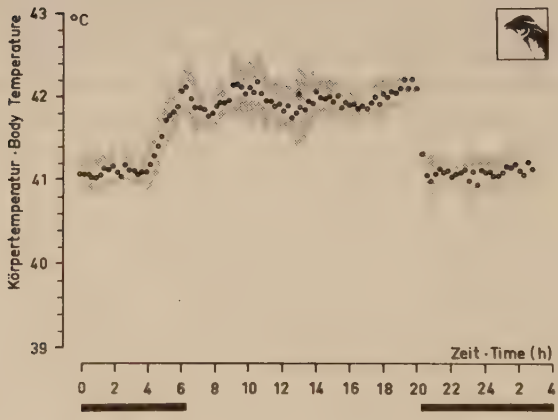


Abb. 2 und 3: Tagesgang der telemetrisch ermittelten Körpertemperatur der intakten Männchen M 2 und M 3. Versuchsdauer 15 Tage (M 2) bzw. 10 Tage (M 3). Die Punkte stellen den durchschnittlichen, über jeweils 15 min gemittelten Wert dar. Darstellung und sonstige Versuchsbedingungen wie unter Abb. 1 beschrieben.

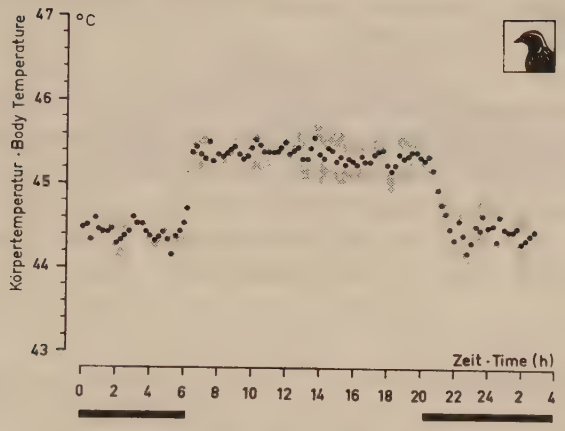


Abb. 4

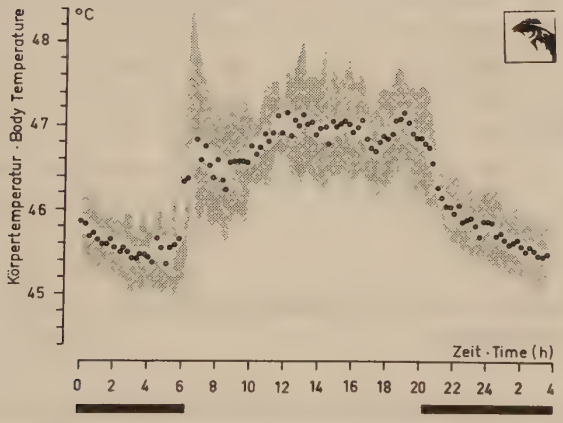


Abb. 4 und 5: Tagesgang der telemetrisch ermittelten Körpertemperatur der Kastraten K 1 und K 2. Versuchsdauer 3 Tage (K 1) bzw. 7 Tage (K 2). Die Punkte stellen den durchschnittlichen, über jeweils 15 min gemittelten Wert dar. Darstellung und sonstige Versuchsbedingungen wie unter Abb. 1 beschrieben.

Die Lage des Senders im Körper ist für die absolute Höhe der KT sehr entscheidend. Daher können diese Ergebnisse nur im Hinblick auf die relative Lage der KT in der Licht- und Dunkelphase verglichen werden[1].

Vergleicht man die über die gesamte Lichtphase gemittelten KT-Werte (mittlerer Tageswert) mit den entsprechenden Werten der Dunkelphase (mittlerer Nachtwert), so wird deutlich, daß ihre Differenz (Tag-Nacht-Differenz) bei den K mit 1,3 °C um 0,5 °C größer ist als bei den M (0,8 °C), entsprechend verhält sich die Schwingungsbreite (vgl. Tab. 1).

Tab. 1: Vergleich der mittleren Tages- und Nachttemperatur und ihrer Differenz (Δ), sowie deren Schwingungsbreite S im circadianen Körpertemperatur-Rhythmus bei intakten Männchen und Kastraten

Tier	Meßdauer (Tage)	mittl. Tagestemp. $\bar{x}\pm s$ (°C)	mittl. Nachttemp. $\bar{x}\pm s$ (°C)	Δ (°C)
K 1	3	45,4 ± 0,1	44,5 ± 0,2	0,9
K 2	7	46,9 ± 0,1	45,7 ± 0,3	1,2
K 3	10	42,1 ± 0,1	40,7 ± 0,3	1,4
K 4	3	41,5 ± 0,2	40,0 ± 0,2	1,5
M 1	8	41,7 ± 0,1	40,8 ± 0,1	0,9
M 2	15	41,5 ± 0,1	40,9 ± 0,2	0,6
M 3	10	42,0 ± 0,1	41,2 ± 0,2	0,6

3.1.2. Kontinuierliche Körpertemperaturmessung mittels NTC-Widerständen

Der mit Hilfe von NTC-Widerständen ermittelte Verlauf der KT (vgl. Abb. 6 und 7) stimmt für die jeweiligen Versuchsgruppen mit den Ergebnissen aus den telemetrischen Untersuchungen überein (vgl. Abb. 1-5).

[1] Zusätzlich können eventuell lokal aufgetretene Entzündungen um den Sender zu einer erhöhten KT führen.

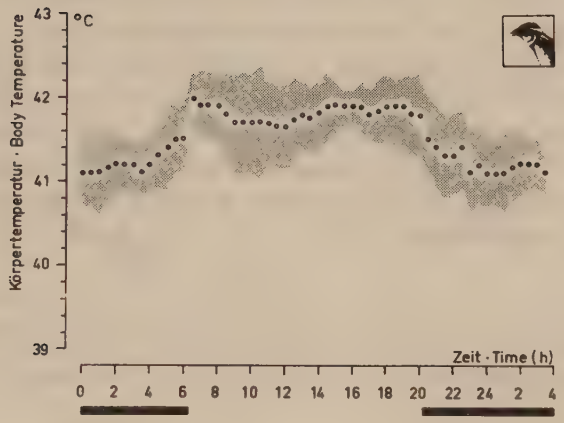


Abb. 6: Tagesgang der rectalen Körpertemperatur von intakten Männchen. Meßmethode: Kontinuierliche Registrierung mit Hilfe von NTC-Fühlern. Jeder Punkt stellt den Mittelwert der 3 Versuchstiere über die gesamte jeweilige Versuchsdauer dar (1-3 Tage). Darstellung und sonstige Versuchsbedingungen wie unter Abb. 1 beschrieben.

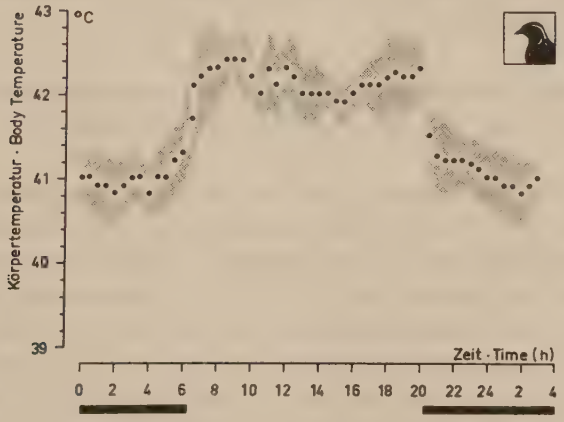


Abb. 7: Tagesgang der rectalen Körpertemperatur von 5 Kastraten. Methodik und Darstellung wie unter Abb. 6 beschrieben.

Bei dieser Methodik ist ein Vergleich der absoluten Temperaturwerte möglich, da die Lage des Fühlers relativ exakt lokalisierbar ist: Der mittlere Tageswert der K liegt mit 42,2 °C um 0,4 °C über der der M (41,8 °C), der mittlere Nachtwert mit 41,4 °C um 0,2 °C darunter, d.h. die Tag-Nacht-Differenz der K ist auch hier um 0,5 °C größer als die der M (vgl. Tab. 2). Diese Unterschiede im tagesperiodischen Verlauf der KT sind für die hier untersuchten Tiere höchst signifikant.

Tab. 2: Vergleich der mittleren Tages- und Nachttemperatur und ihrer Differenz (Δ), sowie deren Schwingungsbreite S im circadianen Körpertemperatur-Rhythmus bei intakten Männchen und Kastraten

	mittl. Tageswert $\bar{x}\pm s$ (°C)	mittl. Nachtwert $\bar{x}\pm s$ (°C)	Δ (°C)	S (°C)
K	42,2 ± 0,2	41,1 ± 0,2	1,1	1,6
M	41,8 ± 0,1	41,3 ± 0,1	0,5	0,9

3.1.3. Die Körpertemperatur von Kastraten nach Testosteronsubstitution

Die Abb. 8 und 9 zeigen den Einfluß verschiedener Testosteronpräparate auf die Höhe und den Verlauf der KT.

Wie aus den Abb. hervorgeht, kann durch beide Präparate, die sich hauptsächlich in ihrer Wirkungsdauer unterscheiden, der gleiche Effekt erzielt werden: Erhöhung des durchschnittlichen Nachtwertes um 0,2-0,5 °C. Erniedrigung des durchschnittlichen Tageswertes um 0,2-0,3 °C, d.h. eine Verminderung der Tag-Nacht-Differenz um 0,4-0,8 °C, sowie ein kontinuierlicheres Ansteigen der KT vor Beginn der Lichtphase (vgl. Tab. 3). Die KT-Änderungen innerhalb der Licht- bzw. Dunkelphase sind für das jeweilige Versuchstier höchst signifikant.

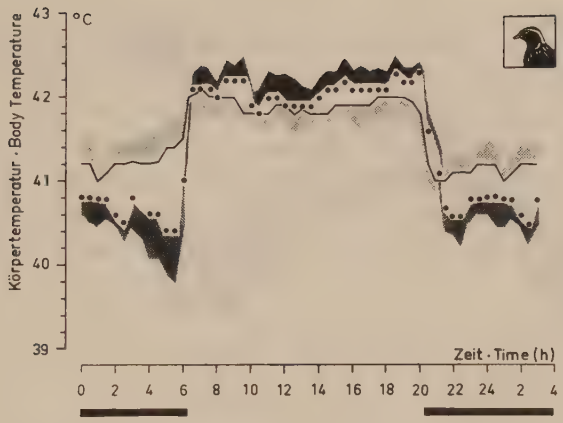


Abb. 8: Tagesgang der telemetrisch ermittelten, intraperitonealen Körpertemperatur (Ordinate) des Kastraten K 3. Die Punkte (30 min-Mittelwerte) markieren die Durchschnittswerte v o r (Versuchsdauer: 10 Tage), die durchgezogene Linie die Durchschnittswerte n a c h Testosteron-Substitution (Versuchsdauer: 6 Tage). Die Standardabweichung ist jeweils nur nach einer Seite abgebildet. Darstellung und sonstige Versuchsbedingungen wie unter Abb. 1 beschrieben.

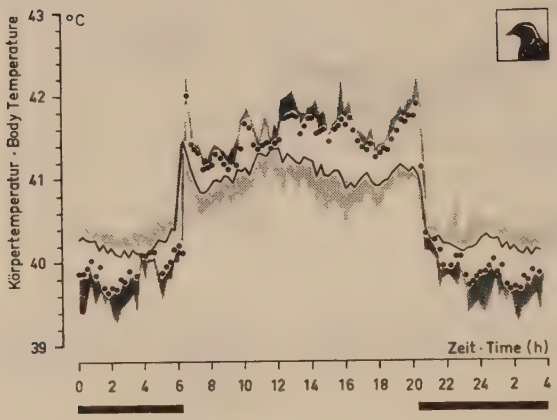


Abb. 9: Tagesgang der telemetrisch ermittelten, intraperitonealen Körpertemperatur (Ordinate) des Kastraten K 4. Die Punkte (15 min-Mittelwerte) markieren die Durchschnittswerte v o r (Versuchsdauer: 3 Tage), die durchgezogene Linie die Durchschnittswerte n a c h Testosteron-Substitution (Versuchsdauer: 11 Tage). Die Standardabweichung ist jeweils nur nach einer Seite abgebildet. Darstellung und sonstige Versuchsbedingungen wie unter Abb. 1 beschrieben.

Tab. 3: Vergleich der mittleren Tages- und Nachttemperatur und ihrer Differenz (Δ), sowie deren Schwingungsbreite S im circadianen Körpertemperatur-Rhythmus bei Kastraten vor und nach Substitution von "Testoviron" (TV) bzw. "Testoviron Depot" (TVD)

Tier	Meßdauer (Tage)	mittl. Tageswert $\bar{x}\pm s$ (°C)	mittl. Nachtwert $\bar{x}\pm s$ (°C)	Δ (°C)	S (°C)
K 3	10	42,1 ± 0,1	40,7 ± 0,3	1,4	1,9
K 3(2·0,5mgTV)	6	41,9 ± 0,1	41,2 ± 0,1	0,7	1,1
K 4	3	41,5 ± 0,2	40,0 ± 0,2	1,5	2,4
K 4(12,5mgTVD)	11	41,1 ± 0,2	40,2 ± 0,2	0,9	1,4
K 4(12,5mgTVD)	12	41,2 ± 0,1	40,3 ± 0,2	0,9	1,4

3.2. Jahresperiodik der Körpertemperatur

Die Abb. 17 bis 20 zeigen den Gang der rectalen KT der einzelnen Versuchstiere im Jahresverlauf. Wie aus den Abb. hervorgeht, beträgt die mittlere KT aller Versuchstiere in den Monaten Januar bis Mitte März 42,7 °C. Danach sinkt sie auf ein mittleres Niveau von 41,5 °C ab. Etwa zum gleichen Zeitpunkt (Ende März, Anfang April) kann äußerlich eine wachsende sexuelle Reife beobachtet werden: Die M beginnen, zuerst zaghaft, wenige Tage später heftig, die Weibchen zu treten. Zeitlich parallel dazu verläuft die Schaumansammlung in der Kloake, die als sekundäres Geschlechtsmerkmal der männlichen Wachteln gilt. Bei 3 der insgesamt 4 Versuchstiere steigt die KT Mitte Juli erstmals wieder an, begleitet von einer nachlassenden sexuellen Aktivität und einer verminderten Schaumansammlung (um ca. 0,5-0,7 °C auf durchschnittlich 42,1 °C). Ende August, Anfang September erfolgt ein weiterer KT-Anstieg aller Versuchstiere. Hierbei erreicht die KT mit 42,6 °C das zu Jahresbeginn gemessene Niveau. Dieser weitere Anstieg fällt zeitlich mit dem Abklingen der sexuellen Aktivität zusammen.

Die verschiedenen KT-Niveaus (vgl. Abb. 10 bis 13) unterscheiden sich bei dem jeweiligen Versuchstier hoch- bzw. höchst signifikant.

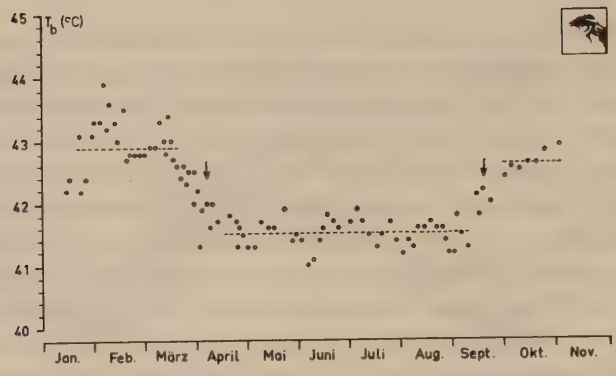

45
44
43
42
41
40
T_b (°C)
Jan.
Feb.
März
April
Mai
Juni
Juli
Aug.
Sept.
Okt.
Nov.

Abb. 10

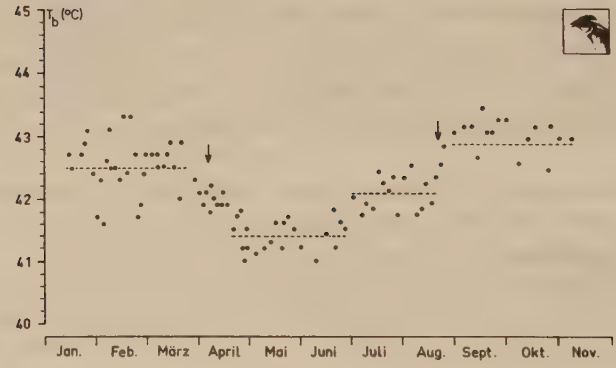

45
44
43
42
41
40
T_b (°C)
Jan.
Feb.
März
April
Mai
Juni
Juli
Aug.
Sept.
Okt.
Nov.

Abb. 11

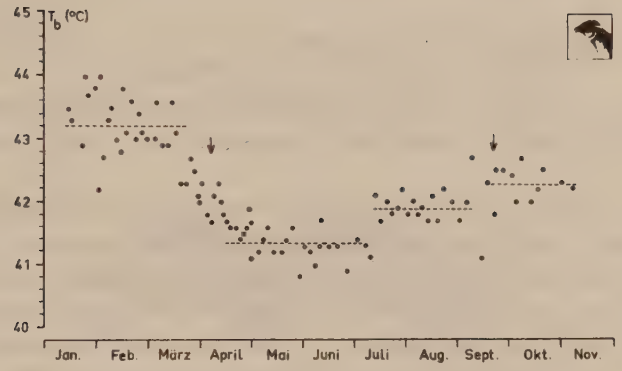
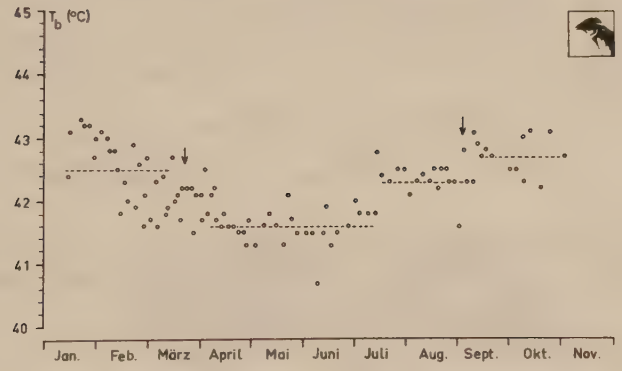


Abb. 12



Abb, 13

Abb. 10-13: Rectale Körpertemperatur im Jahresverlauf von 4 intakten Männchen unter natürlichen Lichtbedingungen und einer Umgebungstemperatur von 20 °C. Abszisse: Jahreszeit in Monaten, Ordinate: Körpertemperatur in °C. Jeder Punkt stellt das Einzelergebnis einer punktuellen Messung dar, die jeweils zum gleichen Zeitpunkt nachmittags durchgeführt wurde. Die beiden Pfeile markieren die ungefähre Lage von Balzbeginn bzw. Balzende. Horizontal gestrichelt sind erkennbare Niveaus der Körpertemperatur (näheres s. Text), die durch Mittelung der Werte der jeweiligen Zeitabschnitte erhalten wurden.

3.3. Tagesperiodik des Energiestoffwechsels

3.3.1. Messungen an Einzeltieren

Sowohl M als auch K zeigen einen deutlichen circadianen Verlauf ihres ESW synchron zum LD-Wechsel (vgl. Abb. 14 und 15).

Neben geringen Änderungen im Tagesverlauf des ESW-Rhythmus (Lage und Ausprägung der Energie-Maxima und -Minima) ist bei den K insbesondere eine deutliche Absenkung ihres ESW sowohl während der Aktivitätsphase als auch während der Ruhephase nachweisbar: Ihr durchschnittlicher Tagesstoffwechsel (gemittelt über die Dauer der Lichtphase) liegt um 16%, ihr durchschnittlicher Nachtstoffwechsel (gemittelt über die Dauer der Dunkelphase) um 10% unterhalb dem der M (vgl. Tab. 4). Diese Unterschiede sind höchst signifikant.

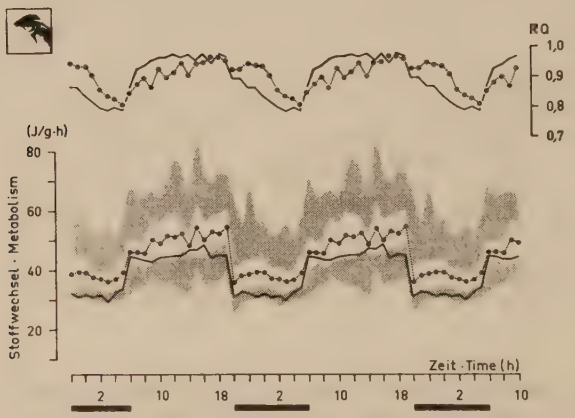


Abb. 14: Tagesgang des Energiestoffwechsels in $J \cdot g^{-1} \cdot h^{-1}$ und des Respiratorischen Quotienten (RQ) von 4 e i n z e l n gemessenen Männchen unter Haltungsbedingungen (vgl. unter Abb. 1). Jeder Punkt stellt einen Stundenmittelwert über die gesamte Versuchsdauer (7 Tage) dar. Abszisse: Tageszeit in Stunden, schraffiert: Wertebereich, weißer Zwischenraum: Standardabweichung, durchgezogene Linie: Vergleichswerte der Kastraten. Zur besseren Veranschaulichung wurden 2 1/2 Tage dargestellt (Duplikat).

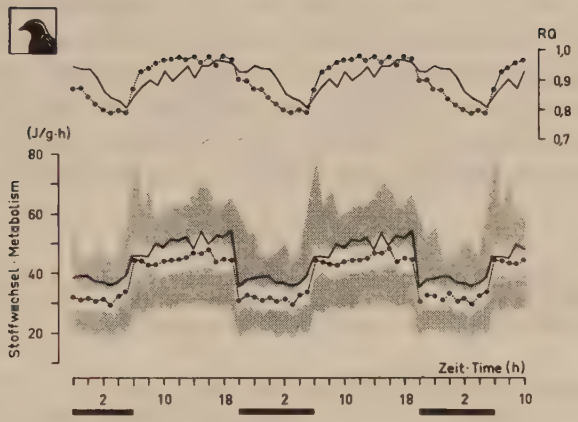


Abb. 15: Tagesgang des Energiestoffwechsels in $J \cdot g^{-1} \cdot h^{-1}$ und des Respiratorischen Quotienten (RQ) von 4 e i n z e l n gemessenen Kastraten unter Haltungsbedingungen (vgl. unter Abb. 1). Versuchsdauer: 11 Tage, durchgezogene Linie: Vergleichswerte der Männchen. Sonstige Darstellung wie unter Abb. 14 beschrieben.

3.3.2. Messungen an Tiergruppen

Die Abb. 16 und 17 veranschaulichen den tagesperiodischen Gang des ESW von M und K.

Auch in diesen Gruppenversuchen kann der zum LD-Wechsel streng synchrone circadiane ESW-Rhythmus bestätigt werden (vgl. Abb. 14 und 15). Vergleicht man jedoch die Höhe des Energieverbrauches, so wird deutlich, daß dieser sowohl bei den M als auch bei den K im Gruppenversuch gegenüber den Einzelmessungen deutlich höher ist: Zunahme des Tagesstoffwechsels M: 26%, K: 14%; Zunahme des Nachtstoffwechsels M: 18%, K: 24%.

Die Tag-Nacht-Differenz des ESW ist bei den K in den Einzelversuchen größer als bei den M, bei den Gruppenversuchen verhält es sich gerade umgekehrt (vgl. Tab. 4). Eine gegenseitige Beeinflussung der Tiere untereinander hat eine Steigerung des ESW zur Folge, die sich bei den Versuchsgruppen unterschiedlich äußert. Der im Vergleich zu den M erniedrigte Stoffwechsel der K bleibt davon unberührt.

Tab. 4: Vergleich des durchschnittlichen Tages- und Nachtenergiestoffwechsels und ihrer Differenz (Δ) in Einzel- und Gruppenversuchen bei Männchen und Kastraten

	mittl. Tages-ESW (J/g · h) $\bar{x} \pm s$	mittl. Nacht-ESW (J/g · h) $\bar{x} \pm s$	Δ (J/g·h)	Δ (%)
Einzeltiere				
M	50,2 ± 3,0	37,8 ± 1,3	12,4	25
K	45,1 ± 1,5	31,9 ± 1,2	13,2	29
Gruppe				
M	63,2 ± 3,6	44,5 ± 2,7	18,7	30
K	51,5 ± 2,2	39,5 ± 1,7	12,0	23

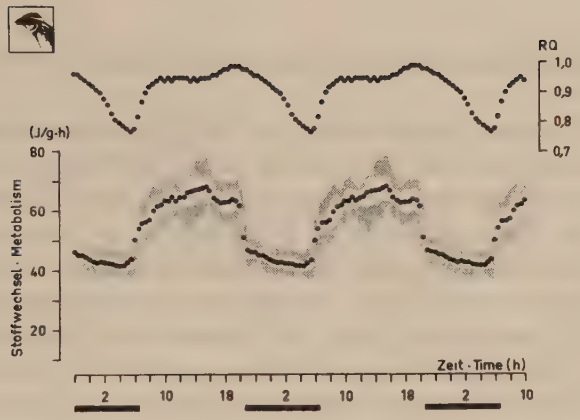


Abb. 16: Tagesgang des Energiestoffwechsels und des Respiratorischen Quotienten (RQ) von 4 g e m e i n s a m gemessenen Männchen unter Haltungsbedingungen (vgl. unter Abb. 1). Jeder Punkt stellt den Halbstundenmittelwert über die gesamte Versuchsdauer (14 Tage) dar. Sonstige Darstellung wie unter Abb. 14 beschrieben.

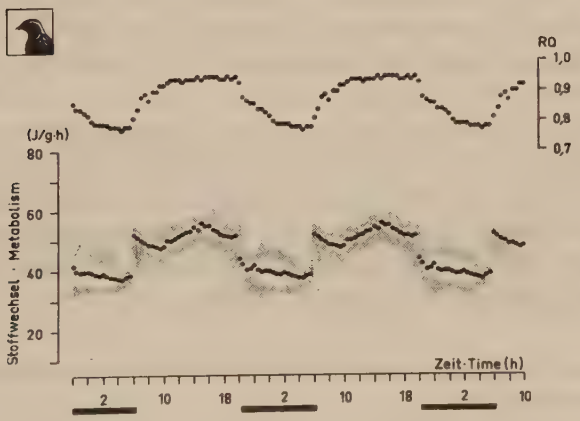


Abb. 17: Tagesgang des Energiestoffwechsels und des Respiratorischen Quotienten (RQ) von 4 g e m e i n s a m gemessenen Kastraten unter Haltungsbedingungen (vgl. unter Abb. 1). Versuchsdauer: 7 Tage. Sonstige Darstellung unter Abb. 14 beschrieben.

Tagesperiodische Änderungen des Respiratorischen Quotienten

Der RQ-Wert erlaubt Rückschlüsse auf die Art der verbrannten Nahrungsstoffe. Wie die Abb. 14 bis 17 verdeutlichen, zeigt der RQ einen ausgeprägten tagesperiodischen Gang. Dieser verläuft nur bei den K synchron zu LD-Wechsel: Der RQ sinkt bei den K sofort nach Beginn der Dunkelphase und erreicht seinen tiefsten Wert in den letzten 2-3 Stunden vor Beginn der Lichtphase. Der RQ der M sinkt erst 4-5 Stunden nach Beginn der Dunkelphase und erreicht sein Minimum am Ende der Dunkelphase. Beiden Versuchsgruppen gemeinsam ist das Ansteigen des RQ zu Beginn der Lichtphase, wobei dieser bei den K wesentlich steiler verläuft und sehr viel früher sein Maximum erreicht.

3.4. Energiestoffwechsel-Messungen bei verschiedenen Umgebungstemperaturen

Wie aus der Abb. 18 hervorgeht, liegt der Ruhestoffwechsel der K im gesamten Temperaturbereich von 0 bis +32 °C zwischen 4,5-6 J/g · h unterhalb dem der M. Der Bereich geringster Stoffwechselintensität mit ca. 23,3 J/g · h (Thermoneutralität) liegt bei den K in etwa zwischen +27 bis +32 °C, bei den M mit ca. 29,8 J/g · h zwischen +29 und +34 °C. Oberhalb des kritischen Punktes ist bei beiden Versuchsgruppen Thermoregulation nur noch sehr begrenzt möglich: Bei einigen K trat bei einer UT von 34 °C bereits der Hitzetod ein, bei den M bei 37-38 °C UT.

Änderung des Respiratorischen Quotienten bei verschiedenen Umgebungstemperaturen

Im Temperaturbereich zwischen 0 und +20 °C liegt der RQ der K um 0,05 Einheiten unterhalb dem der M (vgl. Abb. 18), bei höheren UT tritt dieser Unterschied nicht mehr auf (vgl. Abb. 15).
Die RQ-Werte der beiden Versuchsgruppen unterscheiden sich im Bereich zwischen 0 bis +20 °C höchst signifikant.

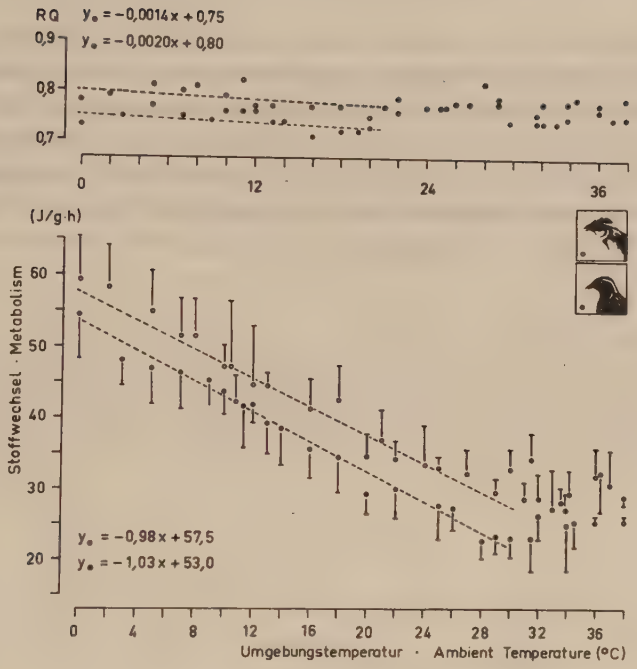


Abb. 18: Abhängigkeit des Ruhestoffwechsels (Ordinate, im unteren Teil der Abb.) und des Respiratorischen Quotienten RQ (Ordinate, im oberen Teil der Abb.) von der Umgebungstemperatur (Abszisse) bei Männchen (o) und Kastraten (•). Jeder Wert steht für den Durchschnitt einer mindestens 10-stündigen Versuchsdauer von jeweils 3-9 Versuchstieren. Die Standardabweichung ist jeweils nur in einer Richtung abgetragen. Die errechneten Regressionsgeraden sind in der Abbildung aufgeführt.

3.4.1. Wärmeisolation

Vergleicht man die physikalische Wärmeisolation (Gewebe, Federn, ruhende Luftschicht am Körper) der Tiere im Bereich zwischen 0 und +20 °C UT (evaporativer Wärmeverlust ist hier vernachlässigbar, annähernd linearer Kurvenverlauf in Abb. 16), so wird deutlich, daß diese bei den K um durchschnittlich 11% gegenüber den M besser ist, d.h. die Wärmeabgabe des K an die Umgebung ist geringer.

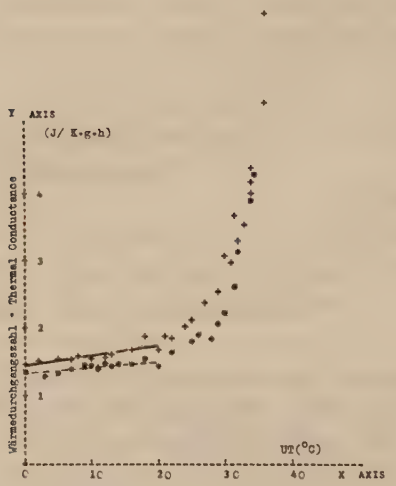


Abb. 19: Vergleich der Wärmedurchgangszahl I (Ordinate) von Kastraten (*) und Männchen (+) in Abhängigkeit von der Umgebungstemperatur (Abszisse). Für den Temperaturbereich von 0 bis +20 °C lauten die entsprechenden Regressionsgleichungen —y_M = 1.44 + 0.014 x und --y_K = 1.32 + 0.009 x. Original Plotter-Kopie. Die Berechnung der Wärmedurchgangszahl erfolgte nach folgender Formel: $I = M\,(KT - UT)^{-1}$; M = Ruhestoffwechsel in $J \cdot g^{-1} \cdot h^{-1}$; KT = mittlere KT während der Dunkelphase.

3.5. Einfluß des Testosteronspiegels auf Depot- und Organfette

Bei den K trat eine deutliche Zunahme des Fettanteils im Unterhautfettgewebe, Bauchhöhlenfettgewebe und Brustmuskel auf, in der Leber nahm der relative Fettanteil ab. Die Tab. 5 gibt einen Oberblick über den prozentualen Fettanteil in den untersuchten Geweben und Organen in Relation zum Lebendgewicht.

Tab. 5: Prozentualer Fettanteil in den einzelnen Organen und Geweben von Kastraten und intakten Männchen in Relation zum Lebendgewicht. Δ%: Zunahme des Fettanteils bei den Kastraten im Vergleich zu den Männchen; UHF: Unterhautfett; BHF: Bauchhöhlenfett; L: Leber; BM: Brustmuskulatur

	UHF	BHF	L	BM
M	10,5	3,4	0,57	0,13
K	13,7	7,3	0,70	0,12
Δ%	30,5	114,7	22,8	-7,7

Wie aus der Abb. 20 hervorgeht, ändert sich die Fettsäure (FS)-Zusammensetzung bei den K nur wenig: Die Depotfette zeigen ein nahezu identisches Fettsäuremuster, im Brustmuskel treten bei den K etwas vermehrt ungesättigte FS auf, wogegen der Anteil der ungesättigten FS in der Leber vermindert ist. Bei beiden Versuchsgruppen überwiegt in den Depotfetten und im Brustmuskel der Anteil der ungesättigten FS, in der Leber dagegen ist der prozentuale Anteil der gesättigten und ungesättigten FS nur wenig verschieden.

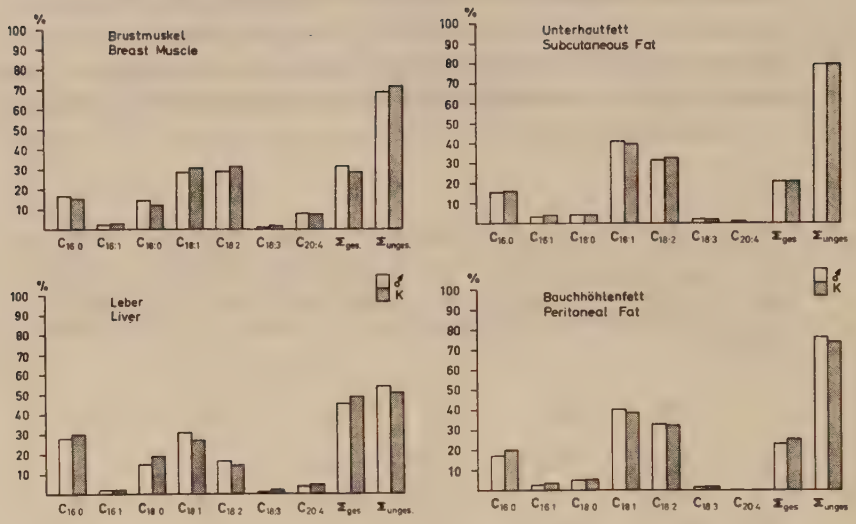


Abb. 20: Vergleich des relativen Anteiles (in %) der ungesättigten und gesättigten Fettsäuren in verschiedenen Organen und Geweben von 7 Kastraten (schraffierte Säulen) und 7 Männchen (weiße Säulen). Abszisse: Fettsäuren (erste Zahl: Anzahl der C-Atome, zweite Zahl: Anzahl der Doppelbindungen).

3.6. Beobachtungen zum Einfluß des Testosteronspiegels auf das Verhalten und die Gefiederfärbung

Zusätzlich zu den bekannten Unterschieden im Verhaltensmuster von M und K (vgl. ausführliche Beschreibungen in KANNANKERIL u. DOMM, 1968; SACHS, 1969) wurden während der Versuchszeit noch weitere beobachtet: Die K verhielten sich bei längerfristigen Versuchen ruhiger und gewöhnten sich besser an die Versuchsbedingungen als die M. Bei kurzfristigen Störungen dagegen, wie z.B. KT-Messungen, Füttern oder Säuberung des Käfigs, stieg die KT der K schneller und stärker an als bei den M. Diese Reaktion steht in direktem Zusammenhang mit dem Testosterontiter: Während der Wirksamkeit des Hormonpräparates war diese KT-Erhöhung bei den K vergleichsweise schwächer ausgeprägt und entsprach in ihrem Ausmaß dem der M. Nach Abbau des Testosteronpräparates trat sie wieder in ihrer ursprünglichen Intensität auf (vgl. Abb. 21).

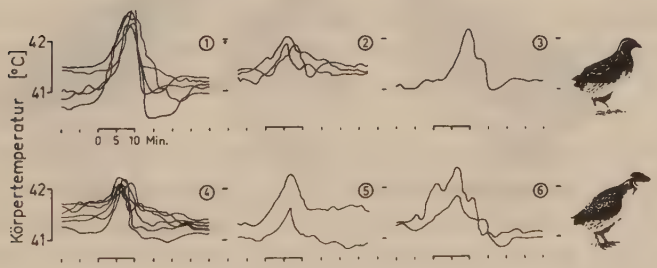


Abb. 21: Kurzfristige Änderungen der Körpertemperatur (Ordinate) bei Kastraten (obere Abbildungsreihe 1-3) und intakten Männchen (untere Abbildungsreihe 4-6).
1: Fütterungseffekt bei Kastraten
2: Fütterungseffekt bei Kastraten nach Testosteronsubstitution
3: Kopulation eines testosteronbehandelten Kastraten
4: Fütterungseffekt bei intakten Männchen
5 u. 6: Kopulationseffekt bei intakten Männchen.
Bei vergleichbaren Bedingungen wurden mehrere Temperaturkurven verschiedener Tiere übereinandergezeichnet.

Nach der Kastration wurde das Gefieder dunkler und die K unterschieden sich dadurch nach einigen Monaten äußerlich sehr deutlich von den M. Der für das Männchengefieder charakteristische helle Halsring war nicht mehr erkennbar. Die Kehle war gleichmäßig dunkel gefärbt und ging allmählich in die helle Bauchseite über (vgl. Abb. 22). Nach Injektion der Testosteronpräparate wurde das Gefieder innerhalb weniger Wochen deutlich heller, die ursprüngliche Färbung der K wurde erst nach Monaten wieder erkennbar. Die Krallen der K waren im Vergleich zu denen der M auffallend dunkel. Diese Umfärbung trat in etwas geringerem Maße auch bei den M auf, die unter Naturtagbedingungen gehalten wurden. Der Effekt war bei nachlassender sexueller Aktivität und unter Kurztagverhältnissen zu beobachten, d.h. in den Zeitabschnitten mit geringem Testosteronspiegel. Insgesamt war das Gefieder der K wesentlich schöner und kräftiger als das der M.

Abb. 22: Gefiederfärbung eines Kastraten 3-4 Monate nach der Kastration (links), eines weiblichen (Mitte) und eines männlichen Tieres (rechts).

4. Diskussion

Die Bestimmung der absoluten Höhe der Körpertemperatur ist schwierig, da jede der zur Verfügung stehenden Methoden zur Messung der inneren Körpertemperatur ihre Vor- und Nachteile hat (vgl. auch DAWSON u. HUDSON, 1970). Bei den im allgemeinen häufig angewandten punktuellen, rectalen Messungen wird der "Handling-Effekt" zu einem bedeutenden Störfaktor (Temperaturerhöhung). Dies konnte durch telemetrische Messungen nachgewiesen werden.

Kontinuierliche Messungen, z.B. mit sehr kleinen NTC-Widerständen haben den Vorteil, daß sie über mehrere Tage durchgeführt werden können, und die Lage des Fühlers, z.B. im Rectum, genau festlegbar ist. Eine Beeinträchtigung des Tieres, z.B. durch abführende Meßkabel, ist aber dennoch nicht vollkommen auszuschließen. Der Einfluß des Meßvorganges auf die Höhe der Körpertemperatur ist jedoch geringer als bei den punktuellen Messungen: Nach einer anfänglichen Erregungsphase mit erhöhter Körpertemperatur tritt eine deutliche Körpertemperaturabsenkung auf ein konstantes Niveau ein. Diese Methode eignet sich dann zum Vergleich absoluter Temperaturwerte verschiedener Individuen.

Miniatursender zeigen den großen Vorteil, daß sie kontinuierliche Messungen erlauben und die Tiere in ihrer natürlichen Bewegungsfreiheit nicht beeinträchtigen (vgl. auch LANGMANN, 1973). Die Versuchszeit wird nur durch die Laufzeit der Batterie begrenzt. Diese Methode eignet sich u.a. gut zur Ermittlung tagesperiodischer Schwankungen der Körpertemperatur und zur Analyse von absoluten Körpertemperaturänderungen innerhalb eines Tieres. Schwierig bleibt jedoch die Erfassung geringer Temperaturdifferenzen verschiedener Individuen. Temperaturunterschiede treten nämlich auch bei unterschiedlichen Lagen des Senders, möglichen Entzündungen um den Sender, Batteriespannungsschwankungen

u.ä. auf. Sie können eine nicht vorhandene Differenz vortäuschen oder einen vorhandenen Unterschied nicht erkennbar werden lassen.

Circadianer Verlauf der Körpertemperatur

Sowohl Männchen als auch Kastraten zeigen einen circadianen Gang der Körpertemperatur, der bei beiden Versuchsgruppen streng mit dem Licht-Dunkel-Wechsel korreliert ist. Diese Ergebnisse stehen im Einklang mit Untersuchungen zahlreicher anderer Autoren (vgl. Zusammenfassung in DAWSON u. HUDSON, 1970). Sexualhormone beeinflussen den Verlauf und die Ausprägung dieser circadianen Rhythmik: Sowohl die Differenz der durchschnittlichen Tages- und Nachttemperatur (K 1,3 ^{o}C, M 0,8 ^{o}C) als auch die Schwingungsbreiten sind bei Kastraten höher als bei den Männchen. Bestätigt wird diese Beobachtung indirekt durch Freilanduntersuchungen zur Tagesperiodik der Körpertemperatur von Perisoreus canadensis (Grauhäher) unter natürlichen äußeren Bedingungen (VEGHTE, 1964): Während des Winters (Gonaden zurückgebildet) war die Schwingungsbreite der Körpertemperatur höher (2,4 ^{o}C) als während der Fortpflanzungsphase im Sommer (1,7 ^{o}C).

Die Beeinflussung dieser Tag/Nachtdifferenz durch Sexualhormone konnte von mir direkt durch Testosteronsubstitution nachgewiesen werden: Bei den untersuchten Kastraten steigt die mittlere Nachttemperatur nach Hormoninjektion an, die mittlere Tagestemperatur sinkt. Es verringert sich dadurch sowohl die Tag/Nachtdifferenz als auch die Schwingungsbreite. Wird der Testosterongehalt indirekt durch Hemmung eines antagonistisch wirksamen Hormons (Thyroxin) erhöht, so verringert sich die Schwingungsbreite der Körpertemperatur ebenfalls (WASHBURN et al., 1962).

Neben diesen Effekten konnte für die Sexualhormone bei Vögeln auch eine Beteiligung an der Synchronisation von

circadianen Rhythmen nachgewiesen werden, wenn - unter arktischen Bedingungen - nur schwache Zeitgeber vorhanden sind (KROLL, 1979).

Höhe der Körpertemperatur

Testosteron beeinflußt die Regulation der Körpertemperaturhöhe: Es bewirkt ein Absenken der durchschnittlichen Tagestemperatur um 0,3-0,4 °C, einen Anstieg der durchschnittlichen Nachttemperatur um 0,2-0,5 °C. Dadurch lassen sich eventuell die geschlechtsspezifischen Körpertemperaturunterschiede erklären, wonach die Weibchen während der Aktivitätsphase eine höhere Körpertemperatur haben als die Männchen (vgl. SIMPSON u. GALBRAITH, 1905; GILBREATH u. RUCHIUNG KO, 1970; BECKER u. HARRISON, 1975; HÄNSSLER u. PRINZINGER, 1979). Diese Unterschiede betragen unter vergleichbaren Versuchsbedingungen 0,3-0,5 °C und entsprechen somit auch der Körpertemperaturdifferenz zwischen Männchen und Kastraten. Ein weiterer bestätigender Hinweis sind die Untersuchungen von NIR (1977) an männlichen Wachteln: Nach einer erzwungenen Oberfütterung, die zu einer starken Gewichtszunahme führte, stieg die Rectaltemperatur um 0,3 °C signifikant an. Gleichzeitig sank der Testosterongehalt im Plasma auf etwa die Hälfte. Entsprechende Untersuchungen an Gallus domesticus lieferten dieselben Resultate (NIR et al., 1975). RUTLEDGE (1974) konnte an Sturnus vulgaris im Licht-Dunkel-Wechsel 12:12 zeigen, daß während der Hodenentwicklung und Spermatogenesis die Körpertemperatur im Vergleich zur sexuellen Ruhephase tagsüber ebenfalls deutlich niedriger liegt.

Die früher ermittelte Körpertemperaturdifferenz zwischen Männchen und Kastraten von 1 °C während der Aktivitätsphase (HÄNSSLER u. PRINZINGER, 1979) muß im Hinblick auf die dabei verwendete Methodik (punktuelle Temperaturmessung) kritisch betrachtet werden (s.o.). Bei kontinuierlicher Messung war die Differenz geringer.

Energiestoffwechsel

Der circadiane Verlauf des Energiestoffwechsels entspricht in seiner Phasenlage sowohl bei den Männchen als auch bei den Kastraten genau dem der Körpertemperatur.

Der maximale Energieverbrauch liegt bei den Kastraten zu Beginn und ca. 3-4 Stunden vor Beendigung der Lichtphase. Entsprechende Ergebnisse erzielten WOODARD u. WILSON (1970) an weiblichen Wachteln (geringer Testosterongehalt), die zur selben Tageszeit (bei gleichem Licht-Dunkel-Wechsel) die maximalen Körpertemperaturwerte, die höchsten lokomotorischen Aktivitäten und die häufigsten Nahrungsaufnahmen registrierten. Die Männchen erreichen dagegen ihren höchsten Energiestoffwechsel erst in den Nachmittagsstunden und kurz vor Beginn der Dunkelphase. Das morgendliche Maximum tritt nicht bzw. nur in sehr geringem Maße auf. Sein Fehlen beruht eventuell darauf, daß die Männchen unter normalen Haltungsbedingungen in den Morgenstunden hauptsächlich Balzaktivität zeigen. Dies war unter den Versuchsbedingungen nur begrenzt möglich, da sich keine weiblichen Tiere in den Versuchsküvetten befanden. Auch beim Männchen von Anas platyrhynchos (Stockente) konnte morgens die maximale Balzaktivität festgestellt werden, die mit einem Maximum im Testosterontiter des Plasmas zusammenfällt (BALTHAZART, 1976).

Die gegenüber den Kastraten verringerte Nahrungsaufnahme der Männchen zu Beginn der Lichtphase kann durch die RQ-Werte nachgewiesen werden: Im Gegensatz zu den Kastraten erfolgt bei den Männchen die Umstellung von Fett- auf Kohlehydrat-Verbrennung (angezeigt durch steigenden RQ) relativ langsam, d.h. dem Organismus der Männchen stehen zunächst noch nicht genügend Kohlehydrate zur Verfügung, um damit den größten Teil des Energiebedarfs zu decken.

RAUTENBERG (1952) fand bei männlichen und kastrierten Grün- und Bergfinken (Carduelis chloris, Fringilla montifringilla), daß der RQ bei Kastraten und sexuell inaktiven Männchen erhöht ist. Mit beginnender Gonadenentwicklung bzw. Testosteronproduktion sank der RQ. Die vorliegenden Untersuchungen an kastrierten Wachteln zeigen jedoch, daß der erhöhte RQ nicht für die Ruhephase gilt, während der der Anteil der Fettverbrennung bei den Kastraten deutlich höher ist. Somit gelten die früheren Angaben von SAND (1926) und AMMON u. DIRSCHERL (1948, zit. n. RAUTENBERG, 1952) über einen verminderten Eiweiß- und Fettstoffwechsel und einen erhöhten Kohlehydratstoffwechsel der Kastraten nur für die Aktivitätsphase.

Auch unter Kältebelastung ist der RQ der Kastraten niedriger als bei den Männchen. Dies weist auf eine noch stärkere Fettsäurenmobilisierung hin als dies bei den Männchen bei tiefen Umgebungstemperaturen bereits der Fall ist (FREEMANN, 1970). Jahreszeitlich bedingt ändert sich der RQ entsprechend (POHL, 1971): Im Winter ist er tiefer als im Sommer, d.h. der Organismus gewinnt im Winter relativ mehr Energie aus dem energetisch hochwertigen Fett als im Sommer.

Die festgestellte Stoffwechselreduktion der Kastraten (16% während der Lichtphase) entspricht in ihrem Ausmaß etwa den Ergebnissen von MITCHELL, CARD u. HAINES (1927), die an kastrierten Gallus domesticus eine Reduktion von 14% nachwiesen. RAUTENBERG (1952) registrierte bei kastrierten Carduelis chloris eine Absenkung um 14%, bei Fringilla montifringilla sogar um 26%. Diese Stoffwechselreduktion ist unabhängig vom Aktivitätszustand und möglichen sozialen Kontakten der Tiere, da sie auch während der Dunkelphase und in den Untersuchungen an Tiergruppen nachweisbar ist.

Vergleicht man die Höhe des Basalstoffwechsels der Kastraten und Männchen mit den theoretisch zu erwartenden Werten (z.B. DAWSON u. HUDSON, 1970 u.v.a.), so entspricht sie bei

den Kastraten genau dem dort angeführten Erwartungswert ($23{,}7\ J \cdot g^{-1} \cdot h^{-1}$), der der Männchen liegt um 25% darüber. Coturnix coturnix japonica ist aber ein sehr kleiner Nonpasseres, der sich in seinem Stoffwechsel nach neueren Untersuchungen nachweislich nicht von den Passeres unterscheidet (PRINZINGER u. HÄNSSLER, 1980). Berechnungen nach der entsprechend korrigierten Formel ($M = 0{,}138\ KG^{0{,}76}$) ergeben für die Männchen einen um 13%, für die Kastraten einen um 32% niedrigeren Basalstoffwechsel als danach theoretisch zu erwarten wäre. Diese Ergebnisse widerlegen die Angaben von FREEMANN (1967) und BLEM (1977), die den Basalstoffwechsel der Japanwachtel als unverhältnismäßig hoch einstuften, da hierbei der theoretisch zu erwartende Wert nicht den tatsächlichen Verhältnissen sehr kleiner Nonpasseres Arten angepaßt wurde.

Die beobachtete Stoffwechselreduktion bei Kastraten von Coturnix coturnix japonica ist nicht auf das fehlende Sexualhormon zurückzuführen. Frühere Untersuchungen an derselben Art ergaben, daß sich der Basalstoffwechsel nach Testosteronsubstitution innerhalb von zwei Wochen nicht ändert (HÄNSSLER u. PRINZINGER, 1979). Mögliche Ursachen für diese Absenkung des Stoffwechsels sowohl tagsüber als auch nachts sind

- das Fehlen zweier stoffwechselaktiver Organe (Hoden)
- der relativ hohe Anteil an schwach stoffwechselaktivem Fettgewebe
- der verminderte Anteil von stoffwechselaktivem Muskelgewebe selbst bei Tieren mit gleichem Körpergewicht.

Wärmedurchgangszahl

Die Wärmedurchgangszahl (in $J \cdot g^{-1} \cdot h^{-1} \cdot {}^{o}C^{-1}$) der Kastraten entspricht dem Erwartungswert (nach HERREID u. KESSEL, 1967). Bei den Männchen liegt sie um rund 14% über

dem theoretischen Wert. Aus beiden Tiergruppen wurden nur gleich schwere Individuen berücksichtigt. Deshalb ist der verminderte Wärmedurchgang der Kastraten kein Effekt ihres größeren Körpergewichtes (günstigeres Oberflächen/Volumenverhältnis), sondern ein Effekt physiologischer Anpassungen. Entsprechende Änderungen treten auch jahreszeitlich bedingt auf: Der Birkenzeisig (Acantis flammea) hat im Winter (Hoden inaktiv) gegenüber dem Sommer (Hoden aktiv) eine um ca. 13% verbesserte Isolation (HERREID u. KESSEL, 1967). Diese verbesserte Isolation wird sowohl bei den Kastraten als auch bei Vögeln unter natürlichen Winterverhältnissen durch ein verbessertes Federkleid (z.B. VEGHTE, 1964; BARNETT, 1970) und durch zusätzlichen Fetteinbau erreicht (BARNETT, 1970). Hierdurch wird die Aussage unterstützt, daß die Herbstadiposität der Kastratenverfettung analog ist (SCHILDMACHER u. STEUBING, 1952, zit. n. RAUTENBERG, 1952).

Circannualer Verlauf der Körpertemperatur

Unter natürlichen Bedingungen ist das sexuelle Verhalten der Männchen eng mit der jahrescyclisch sich ändernden Testosteronproduktion korreliert (JALLAGEAS, TAMISIER u. ASSENMACHER, 1978; BALTHAZART u. HENDRICK, 1976). Wie die Untersuchungen von PRÖVE (1974) an Taeniopygia guttata (Zebrafink) weiter ergaben, können diese sexuellen Verhaltensmuster auch durch entsprechende Testosterongaben am Kastraten sukcessiv ausgelöst werden. Da in meinen Untersuchungen an intakten Männchen im Jahresverlauf eine deutliche zeitliche Korrelation bestand zwischen den Änderungen der Körpertemperatur und den Änderungen in der Balzaktivität, kann davon ausgegangen werden, daß diese Körpertemperaturänderungen im Zusammenhang mit der jahrescyclischen Testosteronproduktion stehen.

Bislang liegen keine quantitativen Untersuchungen über die circannualen Änderungen des Testosterontiters bei der Japan-

wachtel vor. An verschiedenen anderen Vogelarten wurden jedoch die hormonellen Änderungen, die während der Fortpflanzungsphase auftreten, genau quantitativ erfaßt (ASSENMACHER u. FOLLETT, 1974 an Anas crecca; TEMPLE, 1974 an Sturnus vulgaris; BALTHAZART u. HENDRICK, 1976 an Anas plathyrhynchos). Exemplarisch sind in der Abb. 23 einige, das Fortpflanzungsgeschehen betreffenden circannualen Veränderungen an Anas plathyrhynchos dargestellt (JALLAGEAS, TAMISIER u. ASSENMACHER, 1978; SCANES, JALLAGEAS u. ASSENMACHER, 1980). Berücksichtigt man die Tatsache, daß bei dieser Art die Fortpflanzungsphase jahreszeitlich früher beginnt, so wird die Parallelität zwischen den dabei gemessenen Testosteronkonzentrationen und den von mir gemessenen Körpertemperaturänderungen qualitativ bestätigt. Entsprechende Änderungen in der Körpertemperaturhöhe konnten auch bei Cygnus olor nachgewiesen werden: Im Winter (Gonaden reduziert) ist die Körpertemperatur höher als im Sommer (Gonaden aktiv, BECH, 1980). Die Körpertemperatur von Männchen mit Ruhehoden ist deshalb mit der von Kastraten vergleichbar.

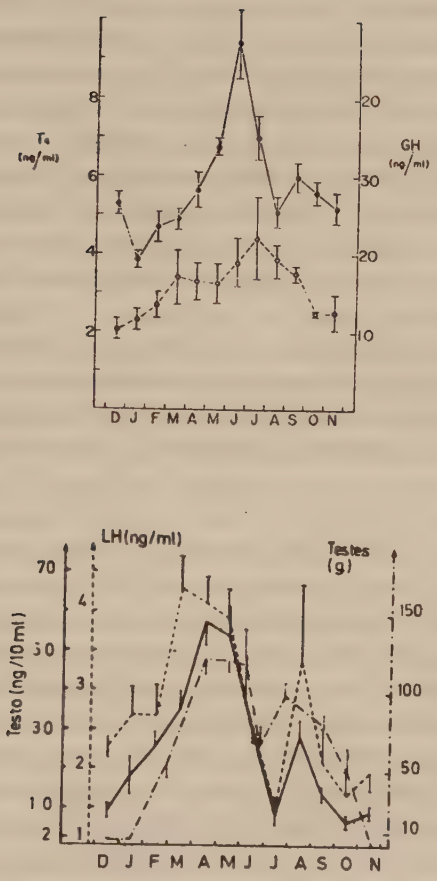


Abb. 23: Änderungen in der Plasmakonzentration des Thyroxins T_4 (●-●), Wachstumshormons GH (o- -o), Testosterons (-), LH (- -) und des Hodengewichtes (·-) bei adulten Anas platyrhynchos im Jahresverlauf unter natürlichen Bedingungen (nach JALLAGEAS et al., 1978; SCANES et al., 1980).

Fettanalyse

Die Ergebnisse bestätigen die Angaben von DIRSCHERL (1960), der an Vögeln nach einer Kastration eine Vermehrung des Fettanteils in der Muskulatur und in der Unterhaut und eine Verminderung in der Leber beobachtete. Ich konnte außerdem eine starke Zunahme des Bauchhöhlenfettes feststellen. Diese Fettanlagerung, die auch im natürlichen Jahrescyclus besonders bei Zugvögeln auftritt, bedingt in erster Linie die gegenüber den in der Fortpflanzungsphase befindlichen Männchen verminderte Wärmedurchgangszahl (bessere Isolation). Die vorliegenden Versuche an Kastraten und intakten Tieren können jedoch keine Klärung darüber geben, ob diese Fettanlagerung eine primäre Folge des Testosteronmangels oder eine indirekte Folge einer Veränderung des gesamten Hormonwirkungsgefüges darstellt (Prolactin, Thyroxin, Corticosteroide).

Die Fettqualität, d.h. das anteilige Vorkommen verschiedener Fettsäuren, hängt sowohl von der Fettsäurensynthese in der Leber als auch von den aufgenommenen Nahrungsfetten ab (BARTOV, 1979). Die Vogelleber synthetisiert hauptsächlich Palmitin-, Palmitolein-, Stearin- und Ölsäure (BARTOV, 1979). Die übrigen vorkommenden Fettsäuren werden in der Regel durch die Nahrung aufgenommen. Der vermehrte Anteil der ungesättigten Fettsäuren im Brustmuskel der Kastraten ist somit vermutlich ein ernährungsspezifischer Effekt. Der durch Kastration veränderte Anteil der ungesättigten Fettsäuren in der Leber wäre in der Weise erklärbar, daß zwar eine gesteigerte "de novo-Fettsynthese" stattfindet (Kastratenverfettung), die in den Microsomen lokalisierten Desaturase-Enzyme aber in ihrer Aktivität unverändert bleiben (JACOB, mdl. Mitt.). Ein Vergleich der vorliegenden Daten mit Untersuchungen zur Fettanalyse von Zugvögeln im Herbst (Gonaden zurückgebildet) ist nur bedingt möglich, da die Versuchsbedingungen sehr variieren. Generell werden zwei verschiedene Standpunkte vertreten: BARNETT (1970) an Passer domesticus

und PALONKANGAS u. VIHKO (1972) an Parus major stellten eine Zunahme der ungesättigten Fettsäuren im Depotfett fest. YABLONKEWICH (1972) beobachtete keine Unterschiede im Subcutanfett von Passer d. domesticus (Standvogel) und Passer d. bactrianus (Zugvogel) und nur geringe Veränderungen bei Fringilla c. coelebs im jahreszeitlichen Verlauf. Die vorliegenden Untersuchungen des Depotfettes an der Wachtel stimmen mit den Ergebnissen von YABLONKEWICH (1972) überein.

Verhalten und Gefiederfärbung

Kastraten und intakte Männchen reagieren selbst auf ihnen vertraute, geringe Störungen ihrer gewohnten Umwelt - im Beispiel das Wechseln von Futterschalen bei der Fütterung - mit einer deutlichen, kurzfristigen Körpertemperaturerhöhung. Diese ist bei den Kastraten etwa doppelt so hoch wie bei den Männchen. Nach Testosteronsubstitution bei den Kastraten tritt dieser Unterschied im Ausmaß der Steigerung nicht mehr auf: Sie reagieren dann etwa mit der gleichen Körpertemperaturerhöhung wie die Männchen. Beobachtungen, daß Kastraten schreckhafter auf Umweltveränderungen reagieren, konnten so über die Körpertemperaturveränderungen bestätigt werden. An diesem Phänomen scheint Testosteron beteiligt zu sein, dessen Mangel bei Kastraten eine Hypertrophierung der Nebennieren bedingt (DIRSCHERL, 1960) sowie nach RINGER (1976) eine Verlangsamung der Abbaurate von Corticosteroiden zur Folge hat; beide Effekte können erregungssteigernd wirken.

Durch den Ausfall der Gonadenhormone werden auch noch weitere Hormongleichgewichte beeinflußt: So läßt sich z.B. die Dunkelfärbung der Kastraten auf eine erhöhte Melanotropinkonzentration zurückführen. Die Ausschüttung dieses Hypophysenhormons wird durch periphere Hormone wie z.B. Gonadenhormone, Schilddrüsenhormone u.a. mit kontrolliert (RINGER, 1976). Die Beobachtung von KANNANKERIL (1968), der an ka-

strierten Wachteln keine deutliche Änderung der Gefiederfärbung feststellte, ist sicher auf eine zu kurze Beobachtungszeit zurückzuführen, da diese Umfärbung relativ langsam erfolgt.

Schlußfolgerung

Sowohl die Körpertemperatur als auch der Energiestoffwechsel der Kastraten sind gegenüber den Männchen während der Dunkelphase erniedrigt. Bei Lichtbeginn findet bei beiden Gruppen eine deutliche Stoffwechselsteigerung statt, woraus eine ebenfalls deutliche Körpertemperatursteigerung resultiert. Diese Stoffwechselsteigerung ist bei Männchen und Kastraten beinahe gleich groß (12 bzw. 13 J/g · h).

Infolge der verbesserten Wärmeisolation durch vermehrtes Fettgewebe einerseits, sowie durch den Testosteronmangel bedingte, verminderte periphere Durchblutung andererseits (NIR, 1977; ABDERHALDEN, 1953), ist die Wärmeabgabe der Kastraten vermindert, die Körpertemperatur der Kastraten steigt dadurch stärker an und erreicht einen höheren durchschnittlichen Tageswert als die der Männchen.

Welche Vorteile lassen sich daraus für Vögel unter natürlichen Umweltbedingungen eventuell ableiten?
Fast alle paläarktischen Vögel weisen während der Wintermonate einen erniedrigten Testosterongehalt und stark reduzierte Gonaden auf. Ihr physiologischer Zustand erlaubt deshalb einen Vergleich mit kastrierten Tieren. Betrachten wir einige der bei den Kastraten beobachteten Effekte unter dem Aspekt der Umweltbedingungen während der Wintermonate, so können wir in ihnen vorteilhafte Anpassungen erkennen:

1) Die Anlagerung von Depotfett dient als Energiereserve
2) Der erniedrigte Stoffwechsel spart Energie
3) Die erniedrigte Körpertemperatur in der Nachtphase und die verbesserte Isolation unterstützen diese Energieeinsparung
4) Die höheren Tagestemperaturen erlauben in der kurzen Lichtphase maximale Aktivität.

5. Zusammenfassung

1. Kastrierte männliche Wachteln zeigen während der Lichtphase (LD 14:10) eine höhere mittlere Körpertemperatur als intakte Männchen (42,2 °C bzw. 41,8 °C). Während der Dunkelphase liegt die mittlere Körpertemperatur der Kastraten dagegen unterhalb der der Männchen (41,1 °C bzw. 41,3 °C).
2. Testosteron-Substitution bei den Kastraten führt zu einer Aufhebung dieser Differenz.
3. Im tagesperiodischen Gang der Körpertemperatur können bei den beiden Versuchsgruppen keine auffälligen Unterschiede beobachtet werden.
4. Unter Naturtagbedingungen treten circannuale Änderungen der Körpertemperatur auf: Mit Beginn der sexuellen Aktivität sinkt die Körpertemperatur der Männchen um 1.2 °C und steigt mit nachlassender sexueller Aktivität wieder an.
5. Sowohl während der Licht- als auch während der Dunkelphase liegt der Energiestoffwechsel der Kastraten deutlich unterhalb dem der Männchen (-16% bzw. -10%).
6. Der Unterschied im Basalstoffwechsel (während der Dunkelphase) beider Versuchsgruppen kann durch Testosteron-Substitution im Gegensatz zur Körpertemperatur nicht verändert werden.
7. Kastration führt zu einer vermehrten Anlagerung von Depotfett. Gaschromatographische Untersuchungen zur Fettsäurenzusammensetzung ergaben, daß kein großer qualitativer Unterschied zwischen Männchen und Kastraten besteht. Es handelt sich vorwiegend um eine quantitative Änderung.
8. Die Wärmedurchgangszahl der Kastraten (1,32 J/K·g·h) liegt um 11% unterhalb der der Männchen (1,44 J/K·g·h). Dies beruht auf einer besseren Isolation der kastrierten Wachtel.
9. Während der Dunkelphase sind Körpertemperatur und Energiestoffwechsel der Kastraten gegenüber den Männchen erniedrigt. Bei Lichtbeginn findet bei beiden Gruppen eine etwa gleich große Stoffwechselsteigerung statt. Infolge der verbesserten Wärmeisolation bei den Kastraten steigt deren Körpertemperatur stärker an und erreicht einen höheren durchschnittlichen Tageswert als bei den Männchen.

6. Literaturverzeichnis

ABDERHALDEN, R.(1953): Vitamine, Hormone, Fermente. Benno Schwabe & Co., Basel.

BALTHAZART, J. (1976): Daily Variations of Behavioral Activities and of Plasma Testosterone Levels in the Domestic Duck Anas platyrhynchos. J. Zool. Lond. 180, 155-173.

BALTHAZART, J. u. J. HENDRICK (1976): Annual Variation in Reproductive Behavior, Testosterone, and Plasma FSH Levels in the Rouen Duck, Anas plathyrhynchos. Gen. comp. Endocrinol. 28, 171-183.

BARNETT, B.L. (1970): Seasonal Changes in Temperature Acclimatization of the House Sparrow, Passer domesticus. Comp. Biochem. Physiol. 33, 559-578.

BARTOV, J. (1979): Nutritional Factors Affecting Quantity and Quality of Carcass Fat in Chickens. Fed. Proc. 36, 2627-2630.

BECH, C. (1980): Body Temperature, Metabolic Rate, and Insulation in Winter and Summer Acclimatized Mute Swans (Cygnus olor). J. comp. Physiol. 136, 61-66.

BECKER, W.A. u. P. HARRISON (1975): Genetic Variation of Body Temperature of Coturnix coturnix in Two Ambient Temperatures. Poult. Sci. 54, 688-695.

BLEM, C.R. (1978): The Energetics of Young Japanese Quail, Coturnix coturnix japonica. Comp. Biochem. Physiol. 59 A, 219-223.

DAWSON, W.R. u. J.W. HUDSON (1970): Birds. In: G.C. WHITTOW (ed.): Comparative Physiology of Thermoregulation. Vol. 1: 223-310. Academic Press, New York.

DIRSCHERL, W. (1960): Die männlichen Sexualhormone (Androgene). In: R. AMMON u. W. DIRSCHERL (ed.): Fermente, Hormone, Vitamine. Bd. II Hormone: 308-372. Georg Thieme, Stuttgart.

FEUERBACHER, I. u. R. PRINZINGER (1981): Der Einfluß von Kopulation und testosteronabhängiger Erregung auf die Körpertemperatur von Wachteln (Coturnix coturnix japonica). J. Orn. 122/1: in press.

FEUERBACHER, I. u. R. PRINZINGER (1980): Zum Einfluß von Testosteron auf Körpertemperatur und Stoffwechsel bei der Japanwachtel. Abstract 92. Jahresversammlung d. Deutschen Ornithologen-Gesellschaft, Hannover. J. Orn. 122, 1

FEUERBACHER, I.: siehe auch HÄNSSLER.

FREEMANN, B.M. (1967): Oxygen Consumption by the Japanese Quail, Coturnix coturnix japonica. Br. Poult. Sci. 8, 147-152.

GILBREATH, J.C. u. RU-CHIUNG KO (1970): Sex Differential for Body Temperature in Japanese Quail. Poult. Sci. 49, 34-36.

HÄNSSLER, I. u. R. PRINZINGER (1979): The Influence of the Sex-Hormone Testosterone on Body Temperature and Metabolism of the Japanese Quail (Coturnix coturnix japonica). Experientia 35, 509-510.

HERREID, C.F. u. B. KESSEL (1967): Thermal Conductance in Birds and Mammals. Comp. Biochem. Physiol. 21, 405-414.

JACOB, J. (1979): mündl. Mitt.

JALLAGEAS, M., I. ASSENMACHER u. B.K. FOLLETT (1974): Testosterone Secretion and Plasma Luteinizing Hormone Concentration During a Sexual Cycle in the Peking Duck, and after Thyroxine Treatment. Gen. Comp. Endocrinol. 23, 472-475.

JALLAGEAS, M., A. TAMISIER u. I. ASSENMACHER (1978): A Comparative Study of the Annual Cycles in Sexual and Thyroid Function in Male Peking Ducks (Anas platyrhynchos) and Teal (Anas crecca). Gen. Comp. Endocrinol. 36, 201-210.

KANNANKERIL, J.V. u. L.V. DOMM (1968): The Influence of Gonadectomy on Sexual Characters in the Japanese Quail. J. Morph. 126, 395-412.

KROLL, F. (1979): Zeitgeber im hocharktischen Sommer. Umschau 79, 388-389.

LANGMANN, V.A. (1973): A Radio-Biotelemetry System for Monitoring Body Temperature and Activity Levels in the Zebra-Finch. AUK 90, 375-383.

MITCHELL, H.H., L.E. CARD u. W.T. HAINES (1927): The Effect of Age, Sex and Castration on the Basal Heat Production of Chickens. Jour. Agr. Research 34, 945-961.

NIR, I. (1977): Effects of Obesity Induced by Overfeeding on Body Temperature, the Testis and Plasma Testosterone of the Male Japanese Quail. Br. Poult. Sci. 18, 247-255.

NIR, I., G.M.H. WAITES u. F.J. CUNNINGHAM (1975): Obesity Induced by Force-Feeding and Accompanying Changes in Body Temperature and Fertility in the Male Domestic Fowl. Br. Poult. Sci. 16, 505-519.

NIRMALAN, G.P. u. J.C. GEORGE (1972): The Influence of Exogenous Oestrogen and Androgen on the Respiratory Activity and Total Lipid of the whole Blood of the Japanese Quail. Comp. Biochem. Physiol. 42 B, 237-244.

PALONKANGAS, R., V. VIHKO u. I. NUUJA (1973): The Effects of Cold and Glucagon on Lipolysis, Glycogenolysis and Oxygen Consumption in Young Chicks. Comp. Biochem. Physiol. 45 A, 489-495.

POHL, H. (1971): Seasonal Variation in Metabolic Function of Bramblings. Ibis 113, 185-193.

PRINZINGER, R. u. I. HÄNSSLER (1980): Metabolism-Weight Relationship in Some Small Nonpasserine Birds. Experientia 36, in press.

PRÖVE, E. (1974): Der Einfluß von Kastration und Testosteronsubstitution auf das Sexualverhalten männlicher Zebrafinken (Taeniopygia guttata castanotis (Gould)). J. Orn. 115, 338-347.

RAUTENBERG, W. (1952/53): Körpergewicht und Grundumsatz beim kastrierten männlichen Vogel. Wissenschaftl. Zeitschrift der Universität Greifswald II, 230-236.

RINGER, R.K. (1976): Adrenals. In: Avian Physiology (ed. P.D. STURKIE). 372-382. Springer, New York-Heidelberg-Berlin.

RUTLEDGE, J.T. (1974): Circannual Rhythm of Reproduction in Male European Starling (Sturnus vulgaris). In: E.T. PENGELLEY: Circannual Clocks, Academic Press, New York.

SACHS, B.D. (1969): Photoperiodic Control of Reproductive Behavior and Physiology of the Male Japanese Quail (Coturnix coturnix japonica). Horm. Behav. 1, 7-24.

SCANES, C.G., M. JALLAGEAS u. I. ASSENMACHER (1980): Seasonal variations in the Circulating Concentrations of Growth Hormone in Male Peking Duck (Anas platyrhynchos) and Teal (Anas crecca); Correlations with Thyroidal Function. Gen. Comp. Endocrinol. 41, 76-79.

SIMPSON, S. u. J.J. GALBRAITH (1905): An Investigation into the Diurnal Variation of the Body Temperature of Nocturnal and other Birds, and a few Mammals. J. Physiol. (Lond.) 33, 225-238.

TAUSK, M. (1973): Pharmakologie der Hormone. Georg Thieme, Stuttgart.

TEMPLE, S.A. (1974): Plasma Testosterone Titers during the Annual Reproductive Cycle of Starlings (Sturnus vulgaris). Gen. Comp. Endocrinol. 22, 470-479.

VEGHTE, J.H. (1964): Thermal and Metabolic Responses of the Gray Jay to a Cold Stress. Physiol. Zool. 37, 316-328.

WASHBURN, K.W., P.B. SIEGEL, R.J. FREUND u. W.B. GROSS (1962): Effect of Thiouracil on the Body Temperatures of White Rock-Females. Poult. Sci. 41, 1354-1356.

WOODARD, A.E. u. W.O. WILSON (1970): Behavioral Patterns Associated with Oviposition in Japanese Quail and Chickens. J. interdiscipl. Cycle Res. 1, 173-180.

YABLONKEWICH, M.L. (1972): Composition of Fatty Acids in Subcutaneous Fat Depots of Migrating and Nonmigrating Birds. Dokt. Acad. Nauk SSSR 206, 534-536.

Beim Abschluß dieser Arbeit möchte ich mich besonders bedanken bei

Prof. F.P. Möhres für die Themenstellung und die Bereitstellung eines Arbeitsplatzes am Lehrstuhl Zoophysiologie,

Prof. J. Jacob, Biochemisches Institut für Umweltcarcinogene in Ahrensburg, der die zeitaufwendigen gaschromatographischen Untersuchungen durchführte und Interpretationsmöglichkeiten mit mir diskutierte,

allen Mitarbeitern am Lehrstuhl Zoophysiologie sowie der Abteilung Ökologie für ihre mir zuteil gewordene Hilfsbereitschaft.

Mein besonders herzlicher Dank gilt Herrn Dr. R. Prinzinger für seine tatkräftigen und immer gerne gewährten Unterstützungen. Mit seinem Rat und mit seiner Erfahrung hat er sowohl wesentlich zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen als auch mir für meinen weiteren beruflichen Werdegang wertvolle Impulse mitgegeben.

Lebenslauf

Name: Ingrid Christa Feuerbacher
Geburtstag: 19.12.1954
Geburtsort: Albershausen bei Göppingen
Eltern: Friedrich Hänßler
Gertrud Hänßler, geb. Held
Geschwister: Edeltraud und Bettina
Familienstand: verheiratet seit 14.2.1980 mit
Helmut Feuerbacher
Schulausbildung: 1961-1965 Volksschule Albershausen
1965-1973 Mörike-Gymnasium Göppingen
7.6.1973 Reifeprüfung
Studium: Biologie und Chemie vom WS 73/74 bis WS 78/79
an der Eberhard-Karls-Universität Tübingen
Prüfungen: 18.7.1975 Zwischenprüfung
15.11.1978 Staatsexamen
Promotion: Der Einfluß von Testosteron auf die Regulation der Körpertemperatur und des Energiestoffwechsels bei der Wachtel (Coturnix coturnix japonica) vom WS 78/79 bis WS 80/81 im Institut für Biologie III (Lehrstuhl Zoophysiologie).

Meine akademischen Lehrer waren:
C.-F. Bardele, W.U. Berthold, D. Bunke,
K. Drumm, H. Erkert, W. Frey, J. Gelinek, K.G. Grell,
B. Haas, M. Hanack, S. Kemmler-Sack, E. Kulzer, U. Kunze,
E. Lindner, I.P. Lorenz, W.E. Mayer, H. Metzner,
G. Mickoleit, F.P. Möhres, E. Müller, H. Netzel,
F. Oberwinkler, G. Pausewang, R. Prinzinger, W. Rähle,
A. Rieker, W. Rüdorff, M. Sauerbier, B. Schwemmle,
F.F. Seelig, W. Seyffert, J. Stadler, J. Strähle,
H. Stegmann, R. Zielke.